第 38 卷第 6 期
2018 年 3 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.38,No.6
Mar.,2018

DOI:10.5846/stxb201703060370

倪梦颖,张秋芳,高金涛,郑永,周嘉聪,陈岳民,杨玉盛.亚热带杉木人工林土壤胞外酶活性对隔离降雨的季节响应.生态学报,2018,38(6):2119-2127.

Ni M Y, Zhang Q F, Gao J T, Zheng Y, Zhou J C, Chen Y M, Yang Y S.Seasonal response of extracellular enzyme activity to precipitation exclusion in a subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantation.Acta Ecologica Sinica,2018,38(6):2119-2127.

亚热带杉木人工林土壤胞外酶活性对隔离降雨的季节响应

倪梦颖[1,2],张秋芳[1,2],高金涛[1,2],郑　永[1,2],周嘉聪[1,2],陈岳民[1,2,*],杨玉盛[1,2]

1 福建师范大学地理科学学院, 福州　350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州　350007

摘要:土壤酶在养分矿化过程中起着至关重要的作用,是预测土壤向植物提供养分能力的特殊传感器。土壤酶的催化、生产和降解速率受水分调节,而全球气候变暖所引起的降水减少将对中亚热带地区森林生态系统造成深刻影响,但是关于中亚热带杉木人工林土壤酶活性对降水变化响应的研究还是相对匮乏。通过隔离降雨模拟实验减少 50%的降水,探究干湿两季中亚热带杉木人工林表层土壤的理化性质、胞外酶活性和有效养分对降水减少的响应。研究的胞外酶有:参与碳循环的 β-葡萄糖苷酶(βG)、纤维素水解酶(CBH)、酚氧化酶(PHO)、过氧化物酶(PEO)。冗余分析结果显示:干季时的土壤酶活性主要是受土壤含水量、硝态氮和可溶性有机碳(DOC)的影响,湿季则主要受微生物量碳、DOC 和铵态氮的影响。湿季的土壤酶活性总体大于干季的土壤酶活性。除了干季的酚氧化酶外,无论干季或是湿季,几乎所有土壤酶活性在降水减少后均有所提高,其中 βG 活性变化最为显著。这可能是因为中亚热带地区降水丰富,尽管进行了隔离降雨处理,但水分仍然未达到限制水平;也可能是酶活性对降水减少这种不利的环境变化做出的响应或适应策略。本研究也为未来气候变化降水减少下对预测碳循环和养分循环提供了一定的科学依据。

关键词:酶活性;隔离降雨;干湿季;杉木

Seasonal response of extracellular enzyme activity to precipitation exclusion in a subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantation

NI Mengying[1,2], ZHANG Qiufang[1,2], GAO Jintao[1,2], ZHENG Yong[1,2], ZHOU Jiacong[1,2], CHEN Yuemin[1,2,*], YANG Yusheng[1,2]

1 *School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou* 350007, *China*

2 *Cultivation Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou* 350007, *China*

Abstract: Soil enzymes play an essential role in nutrient mineralization and their activity is an exceptional indicator for predicting the capacity of soil to supply nutrients to plants. In soil organic matter decomposition, soil extracellular enzymes catalyze the rate-limiting step and their catalysis, production, and degradation rates are regulated by moisture. Due to global warming, precipitation in the mid-subtropical region is decreasing, which profoundly affects the forest ecosystems; however, research in this field is relatively scarce. To investigate how soil extracellular enzyme activity (EEA) responds to altered precipitation regime, we conducted this study to measure the effects of experimental reduction in rainfall by 50% on the soil physicochemical properties, extracellular enzyme activity, and nutrient availability in surface soil samples from a

基金项目:国家自然科学基金项目(31670620); 海峡联合基金项目(U1505233); 福建省科技厅项目(2016R1032-2)

收稿日期:2017-03-06;　　**网络出版日期**:2017-12-19

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: ymchen@fjnu.edu.cn

Cunninghamia lanceolata forest ecosystem, collected in dry and wet seasons. These extracellular enzymes were carbon-acquisition enzymes, including β-glucosidase (βG), cellulose hydrolysis (CBH), phenol oxidase (PHO), and peroxidase (PEO). The results showed that the overall enzyme activities of the wet season samples were higher than those of the dry season samples. Irrespective of the season, except for PHO in the dry season samples, the activities of almost all soil enzymes, especially βG, significantly increased after treatment. Redundancy analysis indicated that the EEA patterns were mainly driven by soil moisture, NO_3^--N, and dissolved organic carbon (DOC) in the dry season, and by microbial biomass carbon, DOC, and NH_4^+-N in the wet season. Our results suggested that the EEA in the carbon cycle in the mid-subtropical region would increase with reduction in precipitation. This may be because, despite the precipitation exclusion experiment, moisture did not become a limiting factor owing to the high rainfall in the mid-subtropical region. Alternatively, it could be a response or adaptation strategy of EEA to the adverse environmental change of precipitation reduction. Our study could have implications for carbon and nutrient cycling under changes in precipitation in the near future.

Key Words: extracellular enzyme activity; precipitation exclusion; wet and dry seasons; *Cunninghamia lanceolata*

近一百年来全球平均气温上升了0.78℃,全球变暖已是个不争的事实[1]。与此同时,极端降雨事件也在频繁发生,全球降水格局在不断发生着改变,具体表现为:高纬度地区降水增加,中低纬降水减少[2]。降水是土壤生态系统中主要的驱动因素之一[3],降水的变化会通过调节胞外酶库从而剧烈地影响土壤酶活性的变化[4]。土壤酶在营养矿化、有机质分解中起到关键的作用,它们的活性是提供给植物养分的关键驱动力,也是度量土壤健康状况的一种方式[5]。同时,土壤酶活性在土壤碳循环过程中也起重要作用[4],是土壤碳循环过程的敏感指标[6]。

有研究表明,土壤含水量和土壤胞外酶活性有很强的正相关关系,含水量增加,酶活性也随之增加。例如,在加拿大西部开展的实验结果表明,土壤含水量对酶活性有明显的促进作用[7];A′Bear 等人在英国温带森林中的研究表明,除了亮氨酸氨基肽酶以外,所有酶都受水分处理明显影响,且与土壤含水量成正相关关系[8];另外,Hackl 等人也发现土壤水分是土壤酶活性变化的重要驱动因素[9-10]。与之相对应的,随着干旱的加剧,土壤酶活性减少[11-12]。但也有研究表明,降水变化对土壤酶活性的影响并不都具有一致性,例如 Kardol 和 Dilly 发现,提高降水可增加β-葡萄糖苷酶(βG)活性[13-14];Zhou 等人却发现增加降水并没有使得βG 酶活性提高[15]。可见,土壤酶活性对降水的响应仍存在不确定性,十分有必要开展更进一步的研究。

当前只有少数的研究是关于降水改变对土壤酶活性的影响,而且这些研究又大多集中在美洲地区和高纬度地区,而其他洲地区及低纬度地区此方面的研究还是相当匮乏的[16]。中亚热带地区雨水充沛,森林群落种类丰富,有着旺盛的能量转化和物质循环能力,生物生产力与生态效应较强,是全球碳循环重要的组成部分[17]。降水减少必会使该地区土壤酶活性发生变化,从而影响养分循环、分解速率等一系列生态系统功能。然而关于中亚热带土壤酶活性对降水减少的响应方面的研究鲜有报道。因此,本文以杉木人工林——该地区最重要的人工林之一,为实验样地,进行隔离降雨的实验,以探究干湿两季下隔离降雨对土壤酶活性的影响,为降水减少背景下中亚热带杉木人工林的土壤养分循环和反馈状况的响应提供依据。

1 材料与方法

1.1 实验样地

试验样地设于福建三明森林生态系统与全球变化研究站的三明陈大金丝湾森林公园(26°19′N,117°36′E)内。该样地属于中亚热带季风气候,年均温20.1℃,年降水量1670mm,其中4—9月雨量集中,为明显的湿季;10—3月降水明显减少,为干季[18],干湿季分明。土壤主要为花岗岩发育的红壤和黄壤。

1.2 实验设计

本实验各小区面积2m×2m,为了使小区土壤与周围的分开,小区四周用4块PVC板(20cm×70cm 深)焊

接而成,以防小区之间相互干扰。微型小区的土壤是从同一黑云母花岗岩发育的红壤分层取回,剔除粗根、石块和其他杂物后,土壤分层混合均匀重填回 2m×2m 实验小区内,最大程度地消除样地间的异质性[19]。于2013 年 11 月,在每个小区种植 4 株长势相近的一年生二代半短侧枝杉木幼苗(*Cunninghamia lanceolata*),小区内杉木幼苗水平垂直间隔距离约 1m。该实验设置了对照(CT)和隔离降雨(P) 2 种处理,每个处理设置 5 个重复。其中,降雨隔离处理是在实验样地均匀地放置 0.05m×5m 透明的 U 型管,位置为距地面 1.5m 的高处,并且两个 U 型管之间的间隔为 5cm,将 U 型管均匀铺满实验小区的上部,隔离 50%的自然降雨,如图 1 所示。截至 2016 年 7 月,对照和隔离降雨处理下杉木高度分别为(3.95±0.07) m 和(4.39±0.16) m。

图 1　实验小区图

Fig.1　Experimental plot

1.3　土壤样品采集

2015 年 11 月和 2016 年 7 月,分别在上述每个小区内按照"S"型随机设置 5 个取样点,用土钻取 0—10cm 的土壤,总共进行 2 次取样。取样后将采集的新鲜土壤带回实验室,去除可见根系等动植物残体,用于含水率和土壤酶活性的测定,取一部分土壤过 2mm 筛后分为两部分,一部分用于土壤微生物量测定;另一部分土壤置室温风干研磨后过 0.149mm 筛,用于测定土壤有机碳等基本理化指标。

1.4　测定指标及方法

土壤总有机碳、全氮用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III,Elementar,德国)测定,土壤 pH 通过玻璃电极 pH 计(STARTER 300,OHAUS,美国)测定,水土比为 2.5∶1。土壤可溶性有机碳(DOC,dissolved organic carbon)和可溶性有机氮(DON,dissolved organic nitrogen),用去离子水为浸提液(水土比为 4∶1),振荡离心后,经 0.45μm 滤膜抽滤,用总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN,日本)测定滤液中 DOC 含量,用连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定 DON 含量。以 0.5mol/L K_2SO_4为浸提液(水土比为 4∶1),振荡离心后过滤,用连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定滤液中的土壤铵态氮(NH_4^+-N)和硝态氮(NO_3^--N)含量[20]。

微生物量碳(MBC)和微生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸-K_2SO_4浸提法[21],最后用总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN,日本)测定提取液中 MBC,用连续流动分析仪(Skalar san++,荷兰)测定 MBN。土壤 MBC 计算公式:$MBC=\Delta E_C/k_C$,式中:ΔE_C为熏蒸与未熏蒸土壤有机碳含量的差值,k_C为转换系数,取值 0.45。土壤 MBN 计算公式:$MBN=\Delta E_N/k_N$,式中:ΔE_N为熏蒸与未熏蒸土壤有机氮含量的差值,k_N为转换系数,取值 0.54[22]。

用伞形酮(MUB)作为底物标示水解酶活性,用 L-二羟苯丙氨酸(DOPA)为底物标示氧化酶活性。微平板置于暗环境下经过 20℃恒温培养后,用多功能酶标仪(SpectraMax M5,美国)测定其荧光度(水解酶)或吸光度(氧化酶)。4 种土壤酶的名称、缩写、功能及所用标定底物见表 1[23]。各种酶都通过预实验确定获得最大酶活性所需要的底物浓度和培养时间。

表 1　土壤酶的种类、缩写、功能及底物

Table 1　The types, abbreviations, function and substrates of soil enzyme

酶 Enzyme	缩写 Abbreviation	功能 Function	底物 Substrate
过氧化物酶 Peroxidase	PEO	降解木质素	L-DOPA
酚氧化酶 Phenol oxidase	PHO	降解木质素	L-DOPA
纤维素水解酶 Cellulose hydrolysis	CBH	水解纤维素	4-MUB-β-D-cellobioside
β-葡萄糖苷酶 β-glucosidase	βG	水解纤维素	4-MUB-β-D-glucoside

1.5 数据处理

数据经过 Microsoft Excel 2016 软件处理后,采用 SPSS 20.0 统计软件对不同处理土壤各指标进行统计分析。用单因素方差分析(One-Way ANOVA)比较分析不同处理之间各个参数的差异显著性。用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)比较分析隔离降雨与季节下土壤理化性质和土壤酶活性等指标的差异。采用 Canoco Software 5.0 软件以土壤基本理化性质及微生物生物量为解释变量做主成分分析(Principal Component Analysis,PCA)和冗余分析(Redundancy Analysis,RDA);绘图由 Origin 9.0 软件完成。

2 结果

2.1 土壤基本理化性质

干季时,隔离降雨显著降低土壤总有机碳含量、全氮、C∶N 和土壤含水量,却显著提高了土壤 pH 值。湿季时,除了全氮,隔离降雨对土壤基本理化性质几乎没有显著影响。经方差分析可知,隔离降雨对土壤总有机碳、全氮和含水量具有极显著影响($P<0.01$),干湿季节变化对土壤全氮、C∶N、含水量和 pH 具有极显著影响($P<0.01$),隔离降雨和干湿季变化的交互作用对土壤 C∶N 和 pH 值有显著影响(表 2)。

表 2 土壤基本理化性质(mean±SD, $n=5$)

Table 2 Basic physicochemical characteristics of soils at different treatments (mean±SD, $n=5$)

效应 Effect		指标 Index				
		土壤总有机碳 Soil total organic carbon/(g/kg)	全氮 Total nitrogen/(g/kg)	C∶N	含水量 Moisture/%	pH
处理 Treatment	CT-D	12.58(1.05)a	1.30(0.07)a	9.76 (0.14)a	15.54(1.59)a	4.53(0.10)b
	P-D	10.50 (1.16)b	1.20(0.05)b	9.14(0.30)b	11.38 (0.33)b	4.71(0.08)a
	CT-W	13.02(1.14)a	1.13(0.04)a	11.60(0.26)a	17.71(1.55)a	4.48(0.17)a
	P-W	12.15(1.07)a	1.00(0.02)b	11.85(0.45)a	15.55 (2.06)a	4.26(0.13)a
Two-way ANOVA	PE	**	**		**	
	SE		**	**	**	**
	PE×SE			*		**

平均值后面有相同字母表示不同处理间(对照和隔离降雨)差异不显著($P>0.05$);* 表示影响显著,** 表示影响极显著;CT-D:干季对照处理,control treatment in dry season;P-D:干季隔离降雨处理,precipitation exclusion in dry season;CT-W:湿季对照处理,control treatment in wet season;P-W:湿季隔离降雨处理,precipitation exclusion in wet season;PE:隔离降雨处理效应,precipitation exclusion effect;SE:干湿季效应,dry and wet seasons effect;PE×SE:隔离降雨与干湿季交互效应,interaction effect of precipitation exclusion and dry and wet seasons effect

2.2 土壤有效养分

无论干季、湿季,除了 DOC 有出现显著降低外,隔离降雨处理对 NH_4^+-N、MBC、MBN 和 DON 均无显著影响(表 3)。如图 2 所示,干季时,杉木人工林无机氮的主要形式是硝态氮(NO_3^--N),隔离降雨显著提高 NO_3^--N

表 3 隔离降雨处理下的土壤有效养分含量(mg/kg, mean±SD, $n=5$)

Table 3 Available nutrient of soils at precipitation exclusion treatment (mg/kg, mean±SD, $n=5$)

有效养分 Available nutrient	处理 Treatment				Two-way ANOVA		
	CT-D	P-D	CT-W	P-W	PE	SE	PE×SE
NO_3^--N	4.19(0.39)b	16.85(0.97)a	1.81(0.16)a	2.22(0.55)a	**	**	**
NH_4^+-N	1.47(0.12)a	1.48(0.08)a	4.38(0.27)a	4.55(0.50)a		**	
MBC	301.15 (47.45)a	294.80(4.10)a	183.99(74.33)a	119.64(43.17)a		**	
MBN	24.74(1.85)a	22.93(2.32)a	45.71(3.37)a	31.06(9.77)a	*	**	
DOC	7.52(1.10)a	5.19(0.66)b	13.55(1.29)a	10.60(0.81)b	**	**	
DON	7.52(0.56)a	7.15(1.04)a	1.58(0.14)a	1.40(0.31)a		**	

NO_3^--N:硝态氮,nitrate nitrogen;NH_4^+-N:铵态氮,ammonium nitrogen;MBC:微生物量碳,microbial biomass carbon;MBN:微生物量氮,microbial biomass nitrogen;DOC:可溶性有机碳,dissolved organic carbon;DON:可溶性有机氮,dissolved organic nitrogen

含量,是对照组 NO_3^--N 含量的 4 倍左右。湿季时,NH_4^+-N 显著增加,无机氮的主要形式变成了 NH_4^+-N,其值将近是 NO_3^--N 的 2 倍。

2.3　土壤酶活性

所有酶活性中,βG 活性对降水减少的响应最为敏感。干季时,与对照相比,隔离降雨处理下的 βG 酶活性显著提高了 1.5 倍。湿季时,隔离降雨处理后的 βG 活性相比对照组也显著提高了 0.7 倍。除了干季的 PHO,无论干湿季,隔离降雨对 CBH、PHO 和 PEO 活性均有一定程度的促进作用,但无统计上的差异。与干季相比,湿季显著提高 βG、CBH、PHO 和 PEO 活性(图 3)。

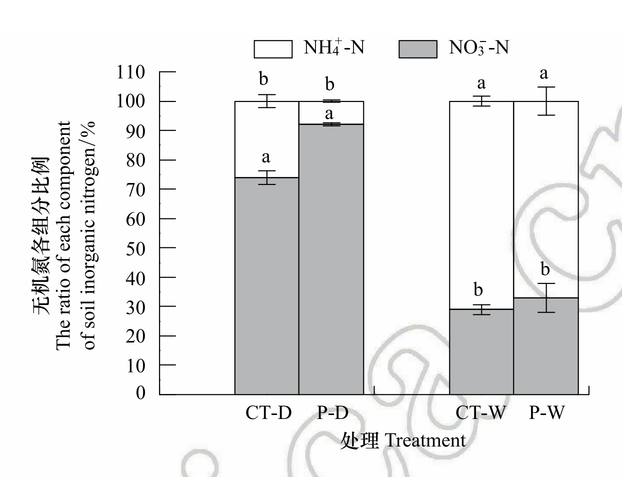


图 2　土壤无机氮各组分比例图

Fig.2　The proportion of each component of soil inorganic nitrogen

CT-D:干季对照处理,control treatment in dry season;P-D:干季隔离降雨处理,precipitation exclusion in dry season;CT-W:湿季对照处理,control treatment in wet season;P-W:湿季隔离降雨处理,precipitation exclusion in wet season;

2.4　土壤酶活性变化的 PCA 和 RDA 分析

以土壤酶活性为物种数据,以土壤性质为环境因子数据,并结合不同处理样点,分别对干季和湿季的土壤酶活性进行主成分分析和冗余度分析,从而来探究土壤理化性质和微生物胞外酶活性之间的相关关系。如图 4A(干季)和 4B(湿季)所示,对照组的处理样点和隔离降雨的处理样点均可以较明显地区分开来,这说明隔离降雨处理使得酶活性发生了较为明显的变化。RDA 分析表明第一轴和第二轴分别解释了干季 71.5%和 1.7%的变量,以及湿季 48.3%和 5.1%的变量。从图 4A 中可以看出,干季时,土壤含水量、NO_3^--N 和 DOC 对土壤酶的影响最大。其中,土壤含水量作用最明显,其解释了土壤酶活性变化的 63.4%($P=0.004$)。在湿季时,MBC、DOC、NH_4^+-N 对土壤酶的影响最大。MBC 的解释度最大,其解释了酶活性变化的 29.9%($P=0.05$)(图 4B)。

3　讨论

3.1　土壤有效养分的响应

氮是植物重要的营养元素[24-25],植物能够利用土壤中经过矿化后的有效氮[26]主要包括 NH_4^+-N 和 NO_3^--N[27]。本研究发现,干季时,土壤无机氮的主要形式是 NO_3^--N,而湿季时是 NH_4^+-N。这主要是因为湿季时土壤含水量增加,土壤氮净矿化速率也随之增加[28-29],因此 NH_4^+-N 显著增加,但增加的 NH_4^+-N 又给硝化作用提供了更多的 N 源,导致了 NO_2^- 和 NO_3^- 的淋失[30],再加上 NH_4^+-N 带正电荷易被带负电荷的土壤黏土矿物和有机胶体吸附,不易从土壤中淋失造成的,于是湿季时土壤中的 NH_4^+-N 高于 NO_3^--N[29],这也是森林生态系统 N 保持的结果[31]。干季时,隔离降雨处理后使土壤中 NO_3^--N 突增($P<0.05$),是对照组将近 4 倍之多,这也许是因为干季降水虽少但偶会降水集中且剧烈,所以与处理后相比,对照组的 NO_3^--N 淋溶流失严重,于是 NO_3^--N 含量较低。

土壤可溶性有机碳(DOC)与微生物活性存在紧密的联系,它既是微生物新陈代谢的产物又是微生物可以利用的底物[32]。本实验中,隔离降雨处理、干湿季变化及隔离降雨和干湿季变化的交互作用均对 DOC 具有显著影响。其中,隔离降雨后 DOC 含量显著下降,但是土壤酶活性普遍提高,这在一定程度上意味着微生物活性也有所增加,DOC 作为微生物利用的底物,其为了满足微生物旺盛的活动需求,微生物消耗 DOC 也会有所增加,所以 DOC 含量出现下降。此外,湿季的 DOC 水平总体都高于干季,这主要是因为 7 月湿季的温度高,降水量大,使土壤溶解有机碳呈升高趋势。另外,湿季降水增多可提高土壤有效碳库量和土壤微生物活

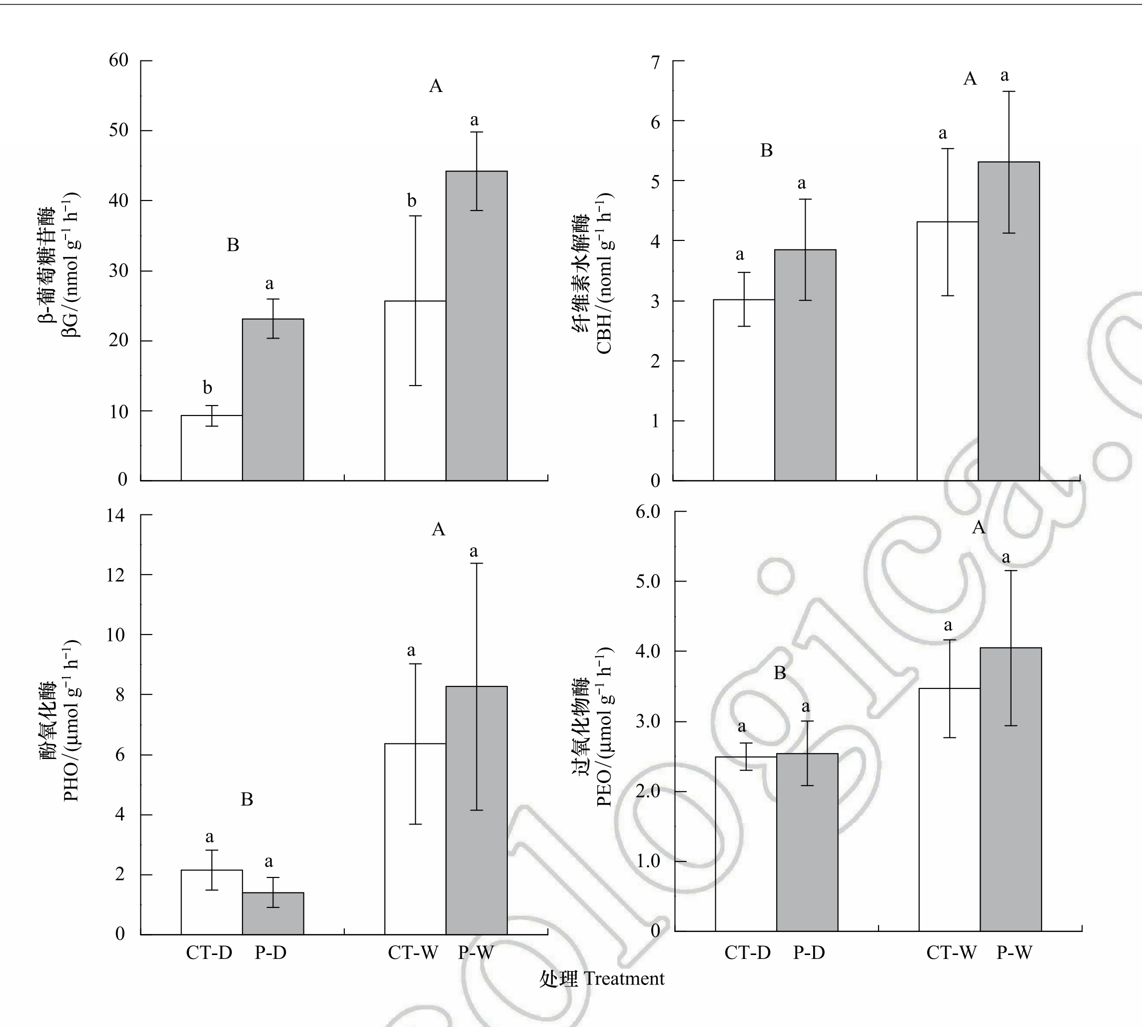


图 3 隔离降雨处理后杉木人工林土壤酶活性的变化

Fig.3 Change of soil enzyme activities under precipitation exclusion in *Cunninghamia lanceolata* plantation

不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示不同季节间差异显著($P<0.05$),图中数据为平均值±标准差($n=5$)

性[33],进而促进有机碳的矿化速率,使得 DOC 含量增加;而 11 月干季温度较低,降水少,土壤干燥,DOC 含量自然会有所下降[34],再加上干燥时土壤可利用性碳及微生物活动代谢下降,也会使得 DOC 含量降低。

3.2 土壤酶活性的响应

土壤酶主要来源于土壤微生物、根系的分泌物及动植物残体分解释放的过程[13],它们是土壤基质的一部分[35]。土壤酶活性同时包含了微生物状态和土壤理化性质的信息,因此酶活性被视为提供给植物的营养能力和土壤退化的特殊感应器[12,36]。

普遍研究认为降水的变化与土壤酶活性之间关系密切。本研究结果发现,湿季酶活性升高,干季酶活性降低,这与大多研究结果类似[8-12]。一方面是因为,降水增加可增加土壤含水量,酶和底物浓度相应提高,土壤胞外酶活性也随之增加了[37-38];而干旱胁迫下,陆地生态系统地下净初级生产力减少,进而可利用底物也随之减少[39],降低土壤酶活性。另一方面,降水是影响土壤微生物活性的因子,而微生物是酶的主要生产者,降水机制的变化控制着土壤酶的生产、酶库的变化[8,12,40],从而对酶活性产生影响。这两点原因可以解释本研究中湿季的酶活性总体高于干季的酶活性的原因。但是,本实验各季处理间的结果却与其有所不同,除了干季的 PHO 酶外,无论干季或湿季,降水减少后的酶活性均有不显著增加,除 βG 酶。这可能是由于该地区雨水充沛,尽管进行了隔离降雨处理,但隔离降雨后土壤水分含量并未到达限制水平,因此酶活性并没有因为土壤含水量下降而处于低值。相反,绝大多数酶活性在隔离降雨后还是有所增加,这也就说明隔离降雨后的水分含量对于微生物还是较为充足的、能够维持其生物化学活动的。这也可能是因为受到水分减少的影响,

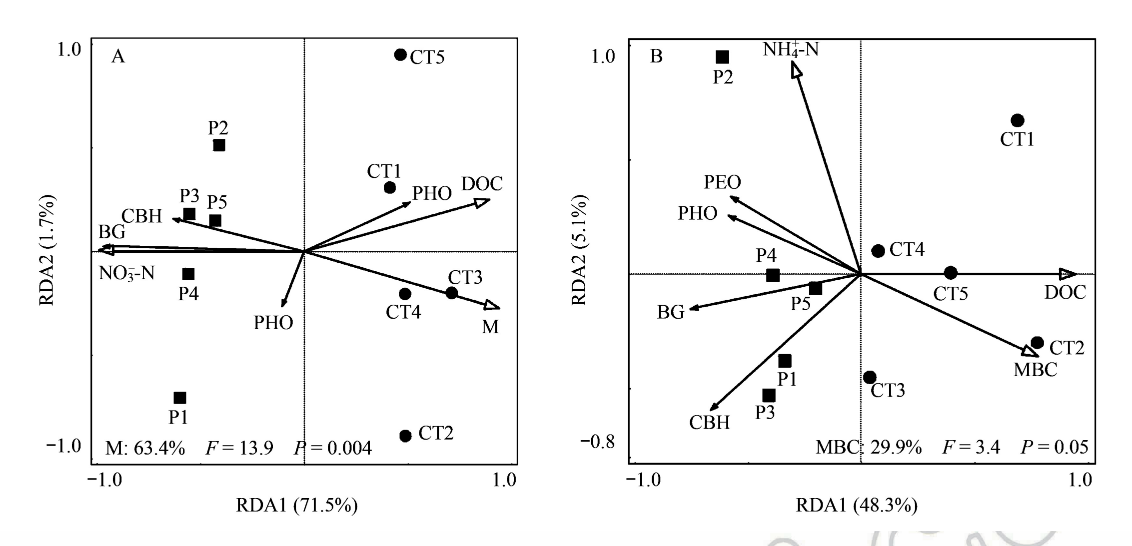


图 4　隔离降雨对土壤酶活性影响的主成分分析和冗余分析

Fig.4　Correlations of soil enzyme activities to soil properties as determined by principle component analysis (PCA) and redundancy analysis (RDA)

CT1, 2, 3, 4, 5:对照处理 1, 2, 3, 4, 5, control treatment 1, 2, 3, 4, 5;P1, 2, 3, 4, 5:隔离降雨处理 1, 2, 3, 4, 5, precipitation exclusion treatment 1, 2, 3, 4, 5; M:土壤含水量,soil moisture

土壤微生物受到一定程度的刺激,生产出更多的酶来抵制或是来适应这种不利的环境变化[41-42],进而使酶活性有所增加。此外,本研究还发现,隔离降雨后土壤总有机碳降低,4 种酶(βG、CBH、PHO 和 PEO)的催化底物主要是土壤总有机碳,于是推论隔离降雨后使土壤总有机碳略微的下降,降低土壤酶活性催化底物,进而不利于土壤酶活性的提高。

3.3　酶活性变化的关键驱动因子

先前的研究已表明,土壤酶活性主要是受温度、水分[43]、微生物生物量[44]、真菌/细菌比[45-46]以及地上优势种植物种类[13]的影响。在本研究中发现,干季时,土壤含水量、NO_3^--N 和 DOC 是土壤酶活性变化的主要驱动因子,湿季时,MBC、DOC 和 NH_4^+-N 则是土壤酶活性变化的主要驱动因子。Sinsabaugh 等人的研究,认为碳素获得酶的酶活性会随着无机氮含量的增加而增加[47-51],而本研究中所测定的 4 种酶(βG、CBH、PHO 和 PEO)均为碳素获得酶,这也许能够解释 NO_3^--N 和 NH_4^+-N 在驱动土壤酶活性模式中的重要性[52]。而 DOC 作为微生物可利用的底物,因此对土壤酶活性的影响也是十分显著的[32]。另外,土壤微生物量反映着参与调控土壤中能量和养分循环以及有机物质转化的微生物数量[53],其在养分循环过程中具有重要的意义,而土壤酶通过矿化在养分转换中发挥重要的作用[54],两者间相互联系,相互影响,这在 Schimel 等人的研究也有表现[55-56],这也可能就是为什么湿季水分充足的情况下,有效养分 MBC 才是酶活性最主要的驱动因子(图 4B);而干季时,土壤含水量是酶活性变化的最主要的因素(图 4A),这可能是因为降水减少的背景下,水分对微生物功能的约束作用显得尤为突出。

4　结论

本研究中短期隔离降雨后参与碳循环的酶活性(βG、CBH、PHO 和 PEO)总体呈现上升趋势,其中 βG 酶活性受水分减少的刺激最为强烈。由此推测,未来气候变化下,短期内的降水减少在一定程度上可能并不会马上抑制土壤的酶活性,相反,土壤酶活性还会呈现增加的趋势,这将对该地区养分循环起一定的影响作用。此外,有效养分与土壤酶活性之间具有一定的反馈作用,参与碳循环的酶活性增高,土壤肥力会有所上升,这将增加对植物的养分供应,从而间接影响该地区的森林群落生产力。但是由于模拟隔离降雨的时间长短对土壤微生物群落组成也有一定的影响,因此本试验样区隔离降雨模拟试验还需持续进行,以便更好地探究土壤

酶活性对降水减少的长期响应,为长期水分减少对森林生态系统土壤微生物的影响以及探索中亚热带杉木人工林土壤养分和碳循环问题提供科学依据。

参考文献(References):

[1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.

[2] Dore M H I. Climate change and changes in global precipitation patterns: what do we know? Environment International, 2005, 31(8): 1167-1181.

[3] Escolar C, Maestre F T, Rey A. Biocrusts modulate warming and rainfall exclusion effects on soil respiration in a semi-arid grassland. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 80: 9-17.

[4] Baldrian P, Šnajdr J, Merhautová V, Dobiášová P, Cajthaml T, Valášková V. Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 56: 60-68.

[5] Kotroczó Z, Veres Z, Fekete I, Krakomperger Z, Tóth J A, Lajtha K, Tóthmérész B. Soil enzyme activity in response to long-term organic matter manipulation. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 70(2): 237-243.

[6] 沈芳芳, 袁颖红, 樊后保, 刘文飞, 刘苑秋. 氮沉降对杉木人工林土壤有机碳矿化和土壤酶活性的影响. 生态学报, 2012, 32(2): 517-527.

[7] Brockett B F T, Prescott C E, Grayston S J. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 44(1): 9-20.

[8] A'Bear A D, Jones T H, Kandeler E, Boddy L. Interactive effects of temperature and soil moisture on fungal-mediated wood decomposition and extracellular enzyme activity. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 70(2): 151-158.

[9] Hackl E, Pfeffer M, Donat C, Bachmann G, Zechmeister-Boltenstern S. Composition of the microbial communities in the mineral soil under different types of natural forest. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(4): 661-671.

[10] Baldrian P, Merhautová V, Petránková M, Cajthaml T, Šnajdr J. Distribution of microbial biomass and activity of extracellular enzymes in a hardwood forest soil reflect soil moisture content. Applied Soil Ecology, 2010, 46(2): 177-182.

[11] Li X Z, Sarah P. Enzyme activities along a climatic transect in the Judean Desert. Catena, 2003, 53(4): 349-363.

[12] Sardans J, Peñuelas J. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(3): 455-461.

[13] Kardol P, Cregger M A, Campany C E, Classen A T. Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects. Ecology, 2010, 91(3): 767-781.

[14] Dilly O, Munch J C. Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) forest. Soil Biology and Biochemistry, 1996, 28(8): 1073-1081.

[15] Zhou X Q, Chen C R, Wang Y F, Xu Z H, Han H Y, Li L H, Wan S Q. Warming and increased precipitation have differential effects on soil extracellular enzyme activities in a temperate grassland. Science of the Total Environment, 2013, 444(2): 552-558.

[16] Bell T H, Henry H A L. Fine scale variability in soil extracellular enzyme activity is insensitive to rain events and temperature in a mesic system. Pedobiologia, 2011, 54(2): 141-146.

[17] 吴波波, 郭剑芬, 吴君君, 任卫岭, 刘小飞, 杨玉盛. 采伐剩余物对林地表层土壤生化特性和酶活性的影响. 生态学报, 2014, 34(7): 1645-1653.

[18] 黄永梅, 杨智杰, 郭剑芬, 吴君君, 陈朝琪, 王小红, 张金凤. 隔离降雨对杉木林土壤可溶性有机碳和微生物生物量碳的影响. 亚热带资源与环境学报, 2014, 9(1): 38-45.

[19] Zhang Q F, Xie J S, Lyu M, Xiong D C, Wang J, Chen Y, Li Y Q, Wang M K, Yang Y S. Short-term effects of soil warming and nitrogen addition on the N:P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* in subtropical regions. Plant and Soil, 2017, 411(1/2): 395-407.

[20] Jones D L, Willett V B. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(5): 991-999.

[21] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19(6): 703-707.

[22] Brookes P C, Landman A, Pruden G, Jenkinson D S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. Soil Biology and Biochemistry, 1985, 17(6): 837-842.

[23] 周嘉聪, 刘小飞, 郑永, 纪宇皝, 李先锋, 徐鹏程, 陈岳民, 杨玉盛. 氮沉降对中亚热带米槠天然林微生物生物量及酶活性的影响. 生态学报, 2017, 37(1): 127-135.

[24] 赵宏魁, 马真, 张春辉, 雷占兰, 姚步青, 周华坤. 种植密度和施氮水平对燕麦生物量分配的影响. 草业科学, 2016, 33(2): 249-258.

[25] 张文鹏, 司晓林, 王文银, 高天鹏, 徐当会. 氮硅添加对高寒草甸生物量和多样性的影响——以青藏高原为例. 草业科学, 2016, 33(1): 38-45.

[26] 莫江明, 彭少麟, 方运霆, 郁梦德, 孔国辉, 张佑昌. 鼎湖山马尾松针阔叶混交林土壤有效氮动态的初步研究. 生态学报, 2001, 21(3): 492-497.

[27] 孟盈, 薛敬意, 沙丽清, 唐建维. 西双版纳不同热带森林下土壤铵态氮和硝态氮动态研究. 植物生态学报, 2001, 25(1): 99-104.

[28] 周才平, 欧阳华. 温度和湿度对暖温带落叶阔叶林土壤氮矿化的影响. 植物生态学报, 2001, 25(2): 204-209.

[29] 陈伏生, 余焜, 甘露, 刘义, 胡小飞, 葛刚. 温度、水分和森林演替对中亚热带丘陵红壤氮素矿化影响的模拟实验. 应用生态学报, 2009, 20(7): 1529-1535.

[30] 马红亮, 王杰, 高人, 尹云锋, 孙杰. 施用铵态氮对森林土壤硝态氮和铵态氮的影响. 土壤, 2011, 43(6): 910-916.

[31] Zhang R, Wienhold B J. The effect of soil moisture on mineral nitrogen, soil electrical conductivity, and pH. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2002, 63(2/3): 251-254.

[32] 王娇月, 宋长春, 王宪伟, 王丽丽. 冻融作用对土壤有机碳库及微生物的影响研究进展. 冰川冻土, 2011, 33(2): 442-452.

[33] 李忠佩, 张桃林, 陈碧云. 可溶性有机碳的含量动态及其与土壤有机碳矿化的关系. 土壤学报, 2004, 41(4): 544-552.

[34] 曹建华, 潘根兴, 袁道先, 姜光辉. 岩溶地区土壤溶解有机碳的季节动态及环境效应. 生态环境, 2005, 14(2): 224-229.

[35] Sinsabaugh R S. Enzymic analysis of microbial pattern and process. Biology and Fertility of Soils, 1994, 17(1): 69-74.

[36] Aon M A, Colaneri A C. II. Temporal and spatial evolution of enzymatic activities and physico-chemical properties in an agricultural soil. Applied Soil Ecology, 2001, 18(3): 255-270.

[37] Allison S D. Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. Ecology Letters, 2005, 8(6): 626-635.

[38] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, Ahmed B, Allison S D, Crenshaw C, Contosta A R, Cusack D, Frey S, Gallo M E, Gartner T B, Hobbie S E, Holland K, Keeler B L, Powers J S, Stursova M, Takacs-Vesbach C, Waldrop M P, Wallenstein M D, Zak D R, Zeglin L H. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. Ecology Letters, 2008, 11(11): 1252-1264.

[39] Liu W X, Allison S D, Xia J Y, Liu L L, Wan S Q. Precipitation regime drives warming responses of microbial biomass and activity in temperate steppe soils. Biology and Fertility of Soils, 2016, 52(4): 469-477.

[40] A'Bear A D, Boddy L, Jones T H. Bottom-up determination of soil collembola diversity and population dynamics in response to interactive climatic factors. Oecologia, 2013, 173(3): 1083-1087.

[41] Williams C J, Shingara E A, Yavitt J B. Phenol oxidase activity in peatlands in New York State: response to summer drought and peat type. Wetlands, 2000, 20(2): 416-421.

[42] Fenner N, Freeman C. Drought-induced carbon loss in peatlands. Nature Geoscience, 2011, 4(12): 895-900.

[43] Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland. Applied Soil Ecology, 2008, 39(2): 223-235.

[44] Bell T H, Klironomos J N, Henry H A L. Seasonal responses of extracellular enzyme activity and microbial biomass to warming and nitrogen addition. Soil Science Society of America Journal, 2010, 74(3): 820-828.

[45] Frey S D, Drijber R, Smith H, Melillo J. Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(11): 2904-2907.

[46] Zhang W, Parker K M, Luo Y, Wan S, Wallace L L, Hu S. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. Global Change Biology, 2005, 11(2): 266-277.

[47] Sinsabaugh R L, Carreiro M M, Repert D A. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. Biogeochemistry, 2002, 60(1): 1-24.

[48] Gallo M, Amonette R, Lauber C, Sinsabaugh R L, Zak D R. Microbial community structure and oxidative enzyme activity in nitrogen-amended north temperate forest soils. Microbiology Ecology, 2004, 48(2): 218-229.

[49] Allison S D, Treseder K K. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. Global Change Biology, 2008, 14(12): 2898-2909.

[50] Jing X, Wang Y H, Chung H, Mi Z R, Wang S P, Zeng H, He J S. No temperature acclimation of soil extracellular enzymes to experimental warming in an alpine grassland ecosystem on the Tibetan Plateau. Biogeochemistry, 2014, 117(1): 39-54.

[51] Weintraub M N, Schimel J P. Seasonal protein dynamics in Alaskan arctic tundra soils. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(8): 1469-1475.

[52] Caldwell B A. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: a review. Pedobiologia, 2005, 49(6): 637-644.

[53] 王晖, 莫江明, 鲁显楷, 薛璟花, 李炯, 方运霆. 南亚热带森林土壤微生物量碳对氮沉降的响应. 生态学报, 2008, 28(2): 470-478.

[54] McGill W B, Cole C V. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. Geoderma, 1981, 26(4): 267-286.

[55] Schimel J P, Weintraub M N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(4): 549-563.

[56] Allison S D, Wallenstein M D, Bradford M A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. Nature Geoscience, 2010, 3(5): 336-340.